(Aus dem Zoologischen Institut München)

Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten

I. Die Differenzierung der Keimzellen bei Helix arbustorum

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen philosophischen Fakultät, II. Sektion

der

Königl. Bayr. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt am 17. Juli 1911

durch

Iwan Buresch

aus Sofia

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1911

Sonderabdruck aus dem »Archiv für Zellforschung«. Bd. VII. Heft 3.

Untersuchungen über die Zwitterdrüse der Pulmonaten.

I. Die Differenzierung der Keimzellen bei Helix arbustorum.

Von

Iw. Buresch.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Mit 5 Textfiguren und Tafel XXIX—XXX.

Inhalt.

Seite

I. Übersicht der Literatur 314

II. Material und Methoden 317

III. Histologische Beschaffenheit der Zwitterdrüse . . 319

IV. Ausbildung der Zwitterdrüse. — Auffassung Ancels . . . 321

V. Differenzierung der Geschlechtselemente. — Indifferente Geschlechtszelle. — Abhängigkeit der Eizellen von den Nährzellen. — Die Follikelhülle. — Fehlen des Ovogonienstadiums 322

VI. Die Geschlechtsmetamorphose. — Die Zwitterdrüse in verschiedenen Stadien der Entwicklung. — Die Menge der Eier und Spermien in Zusammenhang mit der Erhaltung der Art. — Die Reduktion der Eier 332

VII. Wie die Geschlechtselemente nach außen gelangen. — Der Geschlechtsapparat und dessen Funktionieren. — Die Selbstbefruchtung und Selbstbegattung. — Degeneration der männlichen Geschlechtszellen als Hindernis der Selbstbefruchtung. — Freiwerden der Eier 334

I. Übersicht der Literatur.

Wie bekannt, besitzen alle lungenatmenden Schnecken eine zwitterige Geschlechtsdrüse, d. h. eine Geschlechtsdrüse, die imstande ist, männliche und weibliche Geschlechtselemente zu erzeugen. Dank diesem Hermaphroditismus stellt diese Drüse ein interessantes Untersuchungsobjekt

für wichtige biologische Fragen dar und hat schon längst die Aufmerksamkeit vieler Forscher auf sich gelenkt. Heutzutage existiert eine große Zahl von Arbeiten, welche speziell die Zwitterdrüse der Pulmonaten behandeln. Fast jede von diesen Arbeiten betrachtet die Zwitterdrüse, infolge des reichen Materials, welches sie zur Untersuchung gibt, in einer engbestimmten Richtung und wir können leicht alle diese Arbeiten in einzelne Gruppen einteilen, von welcher jede ein bestimmtes Gebiet zu untersuchen hat.

Man kann hauptsächlich sechs solche Hauptgebiete in den Untersuchungen der Zwitterdrüse unterscheiden: 1. Entwicklungsgeschichte der Zwitterdrüse; 2. Differenzierung der männlichen und weiblichen Geschlechtselemente; 3. Ovogenese; 4. Spermatogenese; 5. Geschlechtsmetamorphose; 6. phylogenetische Entstehung und Bedeutung der Zwitterdrüse.

Allein Ancel (1902) hat sich das Ziel gesteckt, die Zwitterdrüse von *Helix pomatia* allseitig zu untersuchen, aber auch seine Arbeit ist wegen der Weitläufigkeit des Themas unvollkommen geblieben.

In dem ersten Gebiete, über die Entwicklungsgeschichte der Zwitterdrüse, haben eine genügende Zahl von Autoren gearbeitet, nämlich diejenigen, welche überhaupt die Entwicklung des gesamten Geschlechtsapparats bei Pulmaten betrachtet haben. Das sind die Autoren: Eisig (1869, bei *Limnaea*); von Ihering (1875, *H. pomatia*); Rabl (1875, *Limnaea*); Jourdain (1880, *H. aspersa*); Rouzaud (1885, *Helix*, *Limax*, *Arion*); Brock (1886, *Agriolimax agrestris*) und Ancel (1902, *H. pomatia*). Besonders Ancel hat sich ausführlich mit dieser Frage beschäftigt und er ist auch der einzige, der eine klare Darstellung der Ausbildung der Zwitterdrüse bei *Helix pomatia* gegeben hat.

In dem zweiten Gebiete, über die Entstehung und die erste Differenzierung der Geschlechtselemente, ist die Zahl der Untersuchungen sehr gering, obwohl es sich hier um eine Frage von hervorragendem Interesse handelt, nämlich um die Frage der Geschlechtsbestimmung der Genitalzelle. Für Untersuchung einer solchen Frage ist eine Zwitterdrüse sehr geeignet, weil man bei ihr direkt, nebeneinander aus einem Keimepithel die Bildung der zweierlei Urgeschlechtszellen beobachten kann. Trotzdem aber sind die Untersuchungen in dieser Beziehung sehr gering. Man kann sagen, es ist nur Ancel (1902, 1903) der sich ausführlicher mit dieser Frage beschäftigt hat. Viele andre Forscher, welche die Spermatogenese und die Ovogenese untersuchen, lassen diese Frage ganz beiseite und beginnen die Beschreibung der Geschlechtszellen mit einem schon genügend entwickelten Zustand.

Über die Ovogenese ist genügend viel gearbeitet. Die Untersuchungen in dieser Richtung sind aber nicht so reich wie die über die Spermatogenese. Besonders die Erscheinungen der Reifeteilung und Befruchtung der Eier sind nicht genug untersucht. Es sind hauptsächlich die Autoren: Mark (1881, *Limax campestris*); Platner (1886a, *H. pomatia*, b, *Ar. empiricorum*); Garnault (1888—89, *H. aspersa*, *Ar. empiricorum*); Washburn (1894, *L. maximus*); Obst (1889, *Helix pomatia*, *L. maximus*); Byrnes (1899, *L. agrestis*); Linville (1900, *L. maximus*); Ancel (1902, *H. pomatia*); Lams (1910, *Ar. empiricorum*), welche sich mehr oder minder mit dieser Frage beschäftigt haben. Eine besondere Aufmerksamkeit verdienen die Arbeiten von Ancel und Lams. Der erste hat ausführlich die Wachstumsperiode der Eier bei *Helix pomatica* beschrieben; der zweite die Reifeteilungen und Befruchtung der Eier bei *Arion empiricorum*.

Eine andre Reihe von Autoren beschäftigt sich mit der sehr mannigfaltigen Spermatogenese. Es sind dies hauptsächlich die Autoren: Platner (1885—89, *H. pomatia*, *Ar. empiricorum*); Prenant (1887, *H. pomatia*, *Arion*); Zimmermann (1891, *H. pomatia*); Bolles Lee (1895 bis 1904, *H. pomatia*); Murray (1898, *H. pomatia*, *Ar. empiricorum*); Korff (1899, *H. pomatia*); Godlewski (1897, *H. pomatia*); Nusbaum (1899, *H. lutescens*); Prowazek (1901, *H. pomatia*); Ancel (1902, *H. pomatia*); Tschassownikow (1905, *H. pomatia*); Popoff (1907, *H. pomatia*); Kleinert (1909, *H. nemoralis*, *hortensis*, *pomatia*); Soos (1910, *H. arbustorum*). Alle diese Autoren untersuchen die Umwandlung der männlichen Geschlechtselemente in dem Zustand, wie sie sie im Lumen der Drüse finden, ohne sich über ihre Entstehung aus dem wandliegenden Keimepithel zu kümmern und darum sind auch in den meisten Fällen die jüngsten Elemente, die Spermatogonien, verkannt. Obwohl über Spermatogenese der Pulmonaten so viel gearbeitet worden ist, sind doch diese Untersuchungen bei weitem nicht erschöpfend. Das zeigen besonders die drei letzten Arbeiten: die von Soos, der zuerst mit Bestimmtheit die Spermatogonien festgestellt hat, die von Kleinert, der Heterochromosomen bei *Helix nemoralis* und *hortensis* gefunden hat und die von Popoff, der speziell die mitochondrialen Gebilde im Plasma der männlichen Geschlechtselemente untersucht hat. Diese letzten Gebilde sind später wieder von Legendre (1908) und Fauré-Frémiet (1910) untersucht worden.

Eine besondere Richtung in den Untersuchungen der Zwitterdrüse der Pulmonaten sind die Untersuchungen über die Funktion und den Zustand dieser Drüse während der ganzen Zeit ihrer Existenz, d. h. das was Babor (1894, 1898) »Geschlechtsmetamorphose« genannt hat. Nach

diesem Forscher sind die meisten Pulmonaten protandrisch, d. h. die Zwitterdrüse funktioniert zuerst als männliche, dann als weibliche Keimdrüse. Dieser »Cyklus der Geschlechtsentwicklung« ist aber nicht der gleiche für alle Arten. Bei *Limax maximus* z. B. ist nach Babor (1898) die Zwitterdrüse von Anfang ♀, dann ♀♂, dann ♂, dann wieder ♀♂ und zum Schluß wieder ♀. Die Untersuchungen in dieser Richtung sind sehr gering und unsicher auch für solche Arten wie *Helix pomatia*, die so oft untersucht worden ist. Wie wenig die Funktion der Zwitterdrüse erforscht ist, hat die schöne und ausführliche Arbeit von Meisenheimer (1897) gezeigt. Meisenheimer hat ausführlich die Erscheinungen der Begattung bei *Helix pomatia* in Zusammenhang mit dem Bau des gesamten Geschlechtsapparats untersucht. Bei diesen Untersuchungen ist aber unerklärt geblieben, wie die Zwitterdrüse während und nach der Begattung funktioniert, wie die Eier die Zwitterdrüse verlassen, ob eine Vereinigung der Eier mit den Spermien, die aus einer und derselben Drüse stammen, möglich ist (Ziegler, 1908), oder ob eine Selbstbegattung stattfinden kann (Simroth, 1900), oder endlich ob die aus einer Zwitterdrüse entstandenen Eier und Spermien gegeneinander indifferent sind. Mit allen diesen Fragen wollen wir uns auch in der vorliegenden Arbeit beschäftigen.

Endlich existiert eine Richtung in den Untersuchungen der Zwitterdrüse, die sich mit der phylogenetischen Entstehung und Bedeutung des Hermaphroditismus bei den Pulmonaten beschäftigt. Ein Versuch in dieser Richtung ist die Arbeit von Schapiro (1902) und teils auch die Untersuchungen Angels (1902).

Aus diesem kurzen Überblick ist zu ersehen, daß, obwohl sehr viele Forscher sich mit der Zwitterdrüse der Pulmonaten beschäftigt haben, doch viele Fragen, und zwar die interessantesten, unerklärt geblieben sind. Meine hochverehrten Lehrer, Geheimrat Prof. R. von Hertwig und Prof. R. Goldschmidt waren es, welche meine Aufmerksamkeit auf diese Fragen gelenkt haben und zwar hauptsächlich auf die Frage nach der Entstehung der männlichen und weiblichen Geschlechtselemente aus dem Keimepithel.

Ich möchte nicht versäumen, an dieser Stelle beiden meinen verbindlichsten Dank für ihre Unterstützungen und wertvollen Ratschläge auszusprechen.

II. Material und Methoden.

Als Objekt meiner Untersuchungen habe ich die Art *Helix arbustorum* gewählt, die in der Umgebung von München stark verbreitet ist

und von welcher ich immer zahlreiche Exemplare zur Verfügung hatte. Diese Art lebt nur etwa $1^1/_2$ Jahr, welche Zeit im Vergleich mit andern Arten recht kurz ist, so daß man die Entwicklung der Zwitterdrüse durch das ganze Leben der Schnecke leicht verfolgen kann. Dann ist diese Art auch sehr leicht zu züchten. Meistens habe ich die Exemplare, welche für meine Untersuchungen benutzt wurden, im Garten des zoologischen Instituts in München auf dem Gras unter Gitterdeckeln gezüchtet.

Die Begattung der Schnecken beginnt in der Mitte des Mai und vollzieht sich den ganzen Juni hindurch. Im Juni, Juli und August erfolgt das Ablegen der Eier, aber man findet auch einzelne, verspätete Exemplare, welche ihre Eier erst im Oktober ablegen. Die Zeit von der Begattung bis zur Eiablage ist sehr verschieden. Bei zwei Exemplaren, welche am 18. Juni 1910 in Begattung traten, hat das eine nach 23, das andre nach 33 Tagen Eier abgelegt.

Die Zahl der abgelegten Eier ist 60—80, welche gewöhnlich in zwei Portionen, in Zwischenräumen von 1—8 Tagen abgelegt wurden. Aus diesen Eiern schlüpfen nach 20—25 Tagen die jungen Schnecken aus. Sie wachsen schnell an, und nachdem sie eine Größe von fast der Hälfte des Volumens ihrer Eltern erreicht haben, graben sie sich in die Erde ein, um in diesem Zustande zu überwintern. Im Frühling, während der regnerischen Tage des April, kriechen sie aus der Erde heraus und wachsen schnell zur vollen Größe an. Im Mai beginnt die Begattung und dann das Ablegen der Eier.

Nach der Eiablage, also im September, beginnen die Schnecken zu verschwinden; nur einige bleiben noch im Oktober und November am Leben, um mit Beginn der ersten Fröste sich in der Erde zu vergraben. Im nächsten Frühling jedoch findet man keine alten Exemplare mehr.

Was die Fixierungsmethoden betrifft, so wurden mit gutem Erfolg die Flüssigkeiten nach Zenker, Flemming und Hermann benutzt. Besonders gute Resultate für Fixierung des leicht schrumpfenden Keimepithels gab die bis 40° erwärmte Zenkersche Flüssigkeit.

Die sehr kleinen, jungen Schnecken wurden gewöhnlich mit der Schale zusammen in Flemmingscher Flüssigkeit konserviert, wo sie sich gleichzeitig auch entkalken. Bei größeren Schnecken wurde die Schalenspitze zerschlagen und mittels einer festen Pinzette die ersten drei Windungen, in denen sich die Leber und die Zwitterdrüse befinden, von der Schale befreit. Die Zwitterdrüse, welche in der Leber eingebettet ist, wurde gewöhnlich gemeinsam mit einem Stück der Leber konserviert. Es ist nicht nötig, die Zwitterdrüse aus der Leber herauszupräparieren und sogar nicht zu empfehlen, weil bei dieser Präparation die frei im Lumen

der Drüse liegenden männlichen Geschlechtszellen ihre normale Anordnung verlieren.

Beim Einbetten in Paraffin wurde als Zwischenmedium Chloroform benutzt. Bei der Durchtränkung mit Paraffin muß der Aufenthalt in Chloroform + Paraffin und reinem Paraffin auf möglichst kurze Zeit beschränkt sein (15′ in Ch. + Par. bei 40° und 15′ in Par. bei 60°).

Zur Färbung wurden hauptsächlich Eisenhämatoxylin nach Heidenhain oder Boraxkarmin in toto und Nachfärbung mit Delafieldschem Hämatoxylin benutzt.

Beim Schneiden wurden die Objekte in 4—5 μ dicke Schnitte zerlegt und mit Wasser aufgeklebt.

Die jungen, aus den Eiern ausgeschlüpften Schnecken habe ich in Zwischenräumen von 5—10 Tagen bis zur Zeit des Eiablegens und nach derselben konserviert. Gleichzeitig habe ich mir auch einige Notizen über den Zustand des gesamten Geschlechtsapparats gemacht. In dieser Weise bekam ich Hunderte von Präparaten, welche die Entwicklung der Zwitterdrüse durch das ganze Leben der Schnecke zeigen.

Nachdem ich diese Präparate durchgesehen hatte, erkannte ich, daß *Helix arbustorum* gar nicht so einfach protandrisch ist, wie man es gewöhnlich für *Helix*-Arten annimmt, sondern daß diese Schnecke durch ihr ganzes Leben immer zwitterig ist.

Schon die ganz junge Schnecke, die erst 2 Wochen alt ist, hat in ihrer Zwitterdrüse neben den jungen Spermatogonien auch kleine Eizellen. Die alte Schnecke besitzt aber kurz vor der Begattung ebenfalls noch immer neben den reifen Spermien und großen Ovocyten, auch Spermatogonien und kleine Eizellen, obwohl wir nach der Protandrie erwarten müssen nur Eier zu finden, welche nach der Begattung abgelegt werden.

Dieser stets zwitterige Zustand stellt uns aber viele Fragen entgegen, z. B. wie sich die beiden Geschlechtselemente bilden, wie sie in der Zwitterdrüse angeordnet sind, wie die Eier nach außen gelangen und viele andre.

Um auf alle diese Fragen Antwort zu geben, müssen wir die Histogenese der Zwitterdrüse vom Anfang ihrer Bildung an bis zum Tode der Schnecke verfolgen.

III. Histologische Beschaffenheit der Zwitterdrüse.

Die Zwitterdrüse stellt ein lappiges Gebilde dar, welches in der Leber eingebettet ist und aus zahlreichen Acini besteht. In ausgebildetem Zustand sind diese Acini dicht nebeneinander zusammengedrängt und alle vereinigen sich in einem Atrium, um dann in den Zwittergang überzugehen.

Die Wände aller Acini sind mit einer Zellenschicht ausgekleidet, oder besser gesagt, mit einer Plasmaschicht, in welcher einzelne Kerne eingebettet sind. Diese Schicht ist das Keimepithel (Taf. XXIX *Kp*), von welchem alle Elemente, die wir in der Zwitterdrüse finden, ihren Ursprung nehmen. Auf seiner Außenfläche bildet das Keimepithel eine härtere Membran, die SCHNEIDER (1908) Tunica oder Pleura (*Pl*) nennt und welche eigentlich die Hülle der Drüse darstellt.

Das wandständige Keimepithel ist ein echtes Syncytium. Auch auf den am besten fixierten Präparaten kann man keine Spur von Querwänden zwischen den Kernen dieses Epitheliums bemerken, dagegen erkennt man aber immer mit großer Deutlichkeit die flimmerepitheliale Struktur der Zwittergangswände. Das Keimepithel entsteht schon sehr früh bei der ersten Anlage der Zwitterdrüse und existiert in syncytialem Zustand während der ganzen Zeit ihrer Funktion.

An den Wänden der Drüse sind auch die jungen (*jEz*) und die schon ausgewachsenen Eizellen (*Ei*) befestigt. Diese Lage der Eizellen an der Wand ist sehr charakteristisch. Man findet in normalem Zustand vor der Begattung nie eine Eizelle im Hohlraum des Acinus und wenn sich wirklich eine dort befindet, ist sie immer in Degeneration begriffen. Die schon erwachsene Ovocyte ist von einer plasmatischen Schicht umhüllt, welche dieselbe Struktur wie das Keimepithel besitzt; oft auch Kerne, die sich gar nicht von den Kernen des Keimepithels unterscheiden lassen. Diese Hülle ist eine Follikelmembran, sie wird ursprünglich aus der Nährzelle gebildet und liefert der Eizelle Nahrung. Ihre Ausbildung wollen wir später näher erörtern.

Ein andres Zellelement, welches auch immer an der Wand des Acinus befestigt ist, sind die sogenannten Nährzellen (Ovules mâles DUVALS; Cellules blastophorales BLOOMFIELDS; Basalzellen PLATNERS; Ammen ZIMMERMANNS). Sie charakterisieren sich durch ihre starke Färbbarkeit und ihr körnchenartiges Chromatin, welche Merkmale sie von den andern Geschlechtszellen gut unterscheiden. Diese Nährzellen sind auch immer auf der Wand der Drüse befestigt und erst, wenn sie eine gewisse Größe erreichen, lösen sie sich oft von der Wand ab, fallen ins Lumen der Drüse, wo sie langsam degenerieren und verschwinden (*dNz*).

Die Wand eines Acinus besteht also nur aus den indifferenten Zellen des Keimepithels, aus den Eizellen und den Nährzellen.

Die männlichen Geschlechtselemente dagegen sind nur im Lumen der Drüse gelegen. Sie sind hier in allen Stadien ihrer Entwicklung vorhanden, von den Spermatogonien an bis zu den reifen Spermien.

Diese Anordnung der Geschlechtselemente, nämlich im Innern der Drüse immer die männlichen Elemente, dagegen auf den Wänden das Keimepithel, die Eizellen und die Nährzellen ist sehr charakteristisch und gestattet schon in einer sehr jungen Zwitterdrüse diese vier Zellelemente zu unterscheiden. Diese Unterscheidung ist besonders klar bei einer schon in ihrer Entwicklung vorgerückten Zwitterdrüse, wo die Acini schon eine Menge von reifen Spermien besitzen und nicht so stark von Spermatogonien und Spermatocyten überfüllt sind.

Ein solcher Acinus ist auf der Tafel XXIX abgebildet. Diese Figur ist aus drei nacheinander folgenden Schnitten kombiniert. Das Keimepithel (*Kp*) ist deutlich auf der Wand zu unterscheiden. Es enthält kleine ovale Kerne mit klumpigem Chromatin (*Kpk*). Auf der Außenfläche ist es zu einer Hülle verdichtet, der Tunica oder Pleura (*Pl*). An verschiedenen Stellen ist das Keimepithel von größeren Zellen unterbrochen, dies sind die Nährzellen (*Nz*) oder die Eizellen (*jEz*, *Ei*). Alle übrigen Zellelemente, im Lumen des Acinus, sind die männlichen Geschlechtselemente: Spermatogonien (*Sg*), Spermatocyten (*Sc*), Spermatiden (*St*) und reife Spermien (*Sp*).

Um diese eigenartige Beschaffenheit der Zwitterdrüse und die Anordnung der Geschlechtselemente in ihr zu erklären, müssen wir zuerst kurz die Ausbildung dieser Drüse verfolgen.

IV. Ausbildung der Zwitterdrüse.

Die Entstehung und die ersten Stadien der Entwicklung der Zwitterdrüse sind sehr ausführlich von Angel (1902) bei *Helix pomatia* beschrieben worden. Die Vorgänge der Entwicklung dieser Drüse bei *Helix arbustorum* sind ganz dieselben wie bei *Helix pomatia*, darum wollen wir diese Frage nicht näher betrachten, sondern nur das zitieren, was Angel über diese Vorgänge resumiert. Uns interessiert dabei mehr die Entwicklung der Drüse von dem Zustand an, wenn in ihr sich die Geschlechtselemente zu differenzieren beginnen.

Angel (1902, S. 605) schreibt über die erste Anlage der Zwitterdrüse folgendes:

«L'ébauche primordiale de la glande génitale d'*Helix* apparaît chez l'embryon quelques jours avant l'éclosion; elle est formée par un amas cellulaire situé au sein du mésoderme . . .».

«L'ébauche génitale primordiale perd sa forme arrondie; elle s'allonge légèrement et se fusionne avec le canal hermaphrodite. . . .»

«En même temps une lumière apparaît dans la glande génitale et dans le canal hermaphrodite. . . .»

«L'apparition de la lumière dans l'ébauche génitale la transforme en vésicule creuse unie par une de ses extrémités au canal hermaphrodite et renflée à l'autre. La paroi de cette vésicule est tapissée par une seule couche d'éléments constituant un véritable epithelium germinatif».

So entsteht der erste Acinus, aus welchem sich dann durch Ausdehnung und Ausstülpung der Wände neue Acini bilden. Durch diese Ausdehnung und Ausstülpung, welche durch die starke Vermehrung der Keimepithelzellen veranlaßt wird, entstehen die Hunderte Acini der Zwitterdrüse, alle mit Keimepithel von innen ausgekleidet. Alle diese Acini kommunizieren an ihren Enden miteinander, um in den Zwittergang überzugehen.

Gleichzeitig mit der Ausbildung des ersten Acinus beginnt auch die erste Differenzierung der Geschlechtselemente. Aus dem Keimepithel entstehen sowohl Eier, als auch Spermien und Nährzellen.

V. Differenzierung der Geschlechtselemente.

Mit der Frage, wie die Geschlechtselemente aus dem Keimepithel entstehen, hat sich bisher nur Ancel (1902, 1903) beschäftigt[1]). Alle andern Forscher, welche die Spermatogenese und Ovogenese der Pulmonaten beschreiben, konnten nicht verfolgen, wie die Urgeschlechtszellen entstehen und darum sind die jüngsten Geschlechtszellen fast immer verkannt worden. Als Spermatogonien sind fast immer die Spermatocyten beschrieben worden (vgl. Soos, 1910) und die Beschreibung der Ovogenese beginnt mit einer ziemlich großen Ovocyte.

Der Mißerfolg der Untersuchungen in dieser Richtung beruht auf mehreren Ursachen. Erstens ist es schwer, das Keimepithel gut zu konservieren. Die Umwandlung der Keimzellen geschieht regellos auf verschiedenen Stellen der Drüse. Diese Keimzellen sind sehr klein und stark färbbar. Man kann an ihnen schwer die Veränderungen des Chromatins, die sie durchmachen, beobachten.

Ancel ist der einzige, der sich ausführlich mit dieser Frage beschäftigt hat.

Er hat die Ausbildung der Geschlechtszellen folgendermaßen erklärt: Einige von den Kernen des Keimepithels nehmen schon in dem ersten Acinus an Größe zu, verändern allmählich die Anordnung ihres Chro-

[1]) Ältere Forscher wie Platner, Keferstein, Duval, die sich mit der Entstehung der männlichen Geschlechtselemente beschäftigt haben, lassen die Spermatogonien aus den Nährzellen — centralen Mutterzellen Kefersteins — durch Knospung entstehen.

matins und nachdem sie eine gewisse Größe erreicht haben, fallen sie ins Lumen der Drüse, wo sie sich weiter teilen und die Spermatogonien erzeugen. Nachdem diese Spermatogonien das Lumen der Drüse ausgefüllt haben und einige schon in Spermatocyten umgewandelt sind, fangen einige Zellen von Keimepithel an sich in Nährzellen umzubilden. Gleichzeitig aber mit der Bildung der Nährzellen hört die Umbildung der Keimepithelzellen in Spermatogonien auf. Haben sich einmal die Nährzellen ausgebildet, dann verwandelt sich das indifferente Keimepithel nur mehr in weibliche Elemente.

Nach Ancel bilden sich also die jungen Spermatogonien nur kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen der jungen Schnecken, dann entstehen die Nährzellen, und wenn diese schon ausgebildet sind, dann entstehen aus dem Keimepithel nur Eizellen und keine Spermatogonien mehr. Die Bildung der Eizellen dauert also fast das ganze Leben der Schnecke. Weil die männlichen Geschlechtselemente früher ausgebildet sind als die weiblichen, darum werden sie auch früher reif und verlassen die Zwitterdrüse früher als die weiblichen. Zum Schluß bleiben in der Drüse nur Eizellen.

Die Ursache, warum die indifferenten Keimzellen einmal Spermatogonien und das andre Mal Eizellen liefern, schreibt Ancel, wie leicht verständlich, den Nährzellen zu, weil erst nach ihrer Ausbildung die Eizellen entstehen; er hat aber seine Aufmerksamkeit nicht auf eine alte Zwitterdrüse gerichtet.

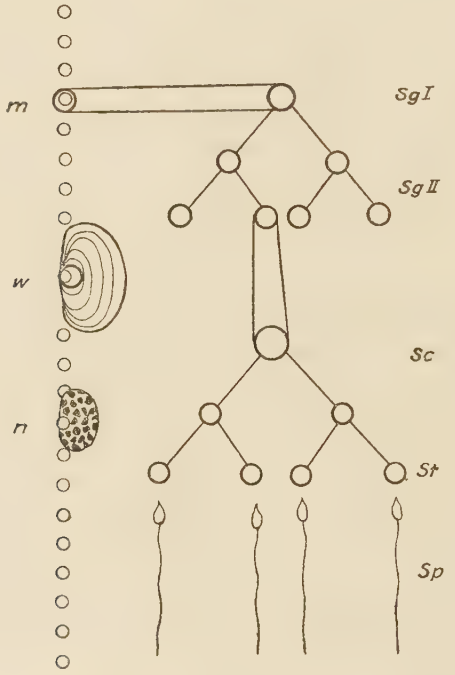
Wenn wir eine Zwitterdrüse während der Begattung untersuchen, finden wir in ihr nicht, wie man entsprechend der Annahme einer Protandrie erwarten sollte, nur Eier, sondern auch junge Spermatogonien. Ancel selbst hat auch diese jungen Spermatogonien beobachtet. Er schreibt: «Chez un certain nombre d'*Helix* adultes possédant des glandes génitales normales, nous avons retrouvé . . . des groupes de spermatogonies bien développées et remplaçant les ovocytes.» Er meint aber, daß diese Erscheinung eine Anomalie sei.

Meine Beobachtungen an der alten Zwitterdrüse haben mir aber gezeigt, daß im Gegenteil das Vorhandensein von jungen Spermatogonien in einer alten Zwitterdrüse von *Helix arbustorum* eine ganz normale Erscheinung ist. Solche jungen Spermatogonien findet man immer in der Zwitterdrüse und ihre Ausbildung aus dem Keimepithel kann man in allen Entwicklungsstadien der Drüse verfolgen. Aber auch umgekehrt, in einer sehr jungen Zwitterdrüse, wo sich im Lumen nur erst Spermatogonien befinden, findet man an den Wänden auch gut erkennbare Eizellen.

Alles das zeigt, außer der direkten Beobachtung der Umwandlung der Keimzellen in Geschlechtszellen, daß in der Zwitterdrüse sich nicht zuerst Spermatogonien, dann Nährzellen und erst dann die Eizellen bilden, sondern daß diese drei Elemente gleichzeitig aus dem Keimepithel entstehen. Die Ausbildung dieser Elemente erfolgt fortwährend und daher finden wir auch in der Zwitterdrüse immer die Geschlechtselemente fast in allen Stadien ihrer Entwicklung.

Diese Umbildungsvorgänge der Keimepithelzellen in Geschlechts-

Textfig. 1.



zellen können wir graphisch in einem Schema (Textfig. 1), ähnlich wie das von Ancel gegebene, aber anders gedeutet, folgenderweise darstellen: Die vertikale Reihe von Zellen stellt die indifferent aussehenden Zellen des Keimepithels dar, welche sich gar nicht voneinander unterscheiden lassen. Manche von diesen Zellen, oder besser gesagt, von diesen Kernen, weil das Epithel ein Syncytium ist, gleichgültig welcher, z. B. *m* nimmt allmählich an Größe zu, verändert die Anordnung seines Chromatins und erreicht schließlich ein bestimmtes Stadium, das wir indifferente Geschlechtszelle nennen wollen. Nachdem dieses Stadium erreicht ist,

löst sich die Zelle von der Wand ab, fällt ins Lumen der Drüse, wo sie sich zu teilen beginnt und als Resultat viele Spermatogonien liefert.

Auf einer andern Stelle nimmt eine indifferente Keimzelle *w* ebenso allmählich an Größe zu, macht dieselben Veränderungen durch, wie die Zelle *m* und erreicht auch das Stadium, das wir indifferente Geschlechtszelle genannt haben. Wenn diese Zelle aber dieses Stadium erreicht hat, löst sie sich nicht von der Wand ab, sondern bleibt an ihrer Stelle, nimmt weiter an Größe zu, teilt sich dabei nicht und wird als Resultat zu einer Eizelle.

An einer dritten Stelle des Keimepithels nimmt der Kern einer Zelle *n* an Größe zu, zerstückelt schon früh sein Chromatin, ist charakterisiert durch starke Färbbarkeit und ohne sich zu teilen ergibt er als Resultat eine Nährzelle, welche immer ihre körnchenartige Chromatinanordnung behält.

Diese Umbildung der indifferenten Keimzellen in männliche und weibliche Geschlechtselemente erfolgt an verschiedenen Stellen der Drüse und zwar gleichzeitig, nicht nacheinander, wie es Angel beschrieben hat.

Die Fig. 1, Taf. XXX, illustriert wie die indifferenten Keimkerne sich umbilden, um das Stadium zu erreichen, das wir indifferente Geschlechtszelle genannt haben.

Die indifferenten Keimkerne sind sehr klein (4 × 6 μ), fast immer oval, mit stark färbbarem Chromatin, das in größeren Klumpen angeordnet ist. Fig. 4 stellt diese Kerne in normalem, ruhendem Zustande dar. Bei ihrer Umwandlung in Geschlechtszellen verdichtet sich gewöhnlich das Chromatin an einer Stelle und bildet einen Nucleolus. Der Kern nimmt allmählich an Größe zu, auch der Nucleolus, und schließlich erreicht der Kern ein Stadium von 7 μ mit einem großen Nucleolus in der Mitte und unregelmäßiger Anordnung der Chromatinklumpen. Dieses Stadium ist das Stadium der indifferenten Geschlechtszelle (Fig. 1, 6).

Nachdem das Stadium der indifferenten Geschlechtszelle erreicht ist, konzentriert ihr Kern, wenn die betreffende Zelle bestimmt ist ein männliches Geschlechtselement zu geben, einen Teil von Plasma um sich, löst sich von der Wand ab und fällt ins Lumen der Drüse. Hier nennen wir diese Zelle dann Spermatogonie. Diese Spermatogonie, auf Fig. 2 dargestellt, ist mit einer dünnen Schicht von Plasma umhüllt, der Kern ist vollständig rund, mit einem sehr deutlichen Nucleolus versehen. Solche Spermatogonien, welche wir Spermatogonien I. Ordnung nennen wollen, findet man immer in der Zwitterdrüse und gewöhnlich sind sie nicht weit von der Wand der Drüse gelegen. Diese Spermatogonien I. Ordnung

geben durch Teilung viele Zellen, welche viel kleiner und ganz verschieden von den Spermatogonien I. Ordnung sind. Bei dieser Teilung ist die Zahl der Chromosomen wahrscheinlich 48. Es ist schwer 48 Chromosomen nachzuweisen, bei günstiger Lage ist es aber nicht schwer mehr als 40 Chromosomen zu zählen. Bei Spermatocyten kann man jedoch leicht mit Sicherheit 24 Chromosomen nachweisen.

Als Resultat der Teilung der Spermatogonien I. Ordnung gibt es Haufen von Zellen, welche gewöhnlich dicht nebeneinander gedrängt und traubenartig miteinander verbunden sind (Fig. 3). Diese Zellen sind noch immer Spermatogonien, welche wir Spermatogonien II. Ordnung nennen wollen[1]). Ihre eigenartige Anordnung zeigt, daß sie durch rasch aufeinander folgende Teilungen entstanden sind. Diese Spermatogonien sind sehr verschieden von den Spermatogonien I. Ordnung. Sie sind kleiner (6—7 μ), ihre Kerne besitzen in ruhendem Zustande fein verteiltes Chromatin mit drei, zwei oder einem stark färbbaren Nucleolus. Die Autoren, welche richtig die Spermatogonien erkannt haben, bezeichnen diese Elemente als die jüngsten in der Zwitterdrüse. Sie sind immer in größerer Menge in der Drüse vorhanden, dagegen sind die Spermatogonien I. Ordnung immer in geringerer Zahl. Wenn man die direkte Entstehung der letzteren aus dem Keimepithel nicht verfolgen kann, so könnte man in Zweifel sein, ob wirklich diese Elemente die jüngsten sind. Diese Unsicherheit verschwindet aber auch dadurch, daß in einer sehr jungen Zwitterdrüse die ersten Zellelemente, welche man in ihrem Lumen findet, eben diese Spermatogonien I. Ordnung sind und keine andern.

Die Spermatogonien II. Ordnung bilden durch Anwachsen die Spermatocyten und diese durch zwei nacheinander folgende Teilungen die Spermatiden, dann die Spermien. Diese Vorgänge hat Soos (1910) ausführlich bei *Helix arbustorum* beschrieben und darum wollen wir nicht näher darauf eingehen.

Ganz anders ist die Entwicklung der weiblichen Geschlechtselemente.

Eine indifferente Keimzelle, welche bestimmt ist, ein weibliches Geschlechtselement zu bilden, erleidet im Anfang dieselben Veränderungen wie jene, welche ein männliches Geschlechtselement zu geben bestimmt ist (Fig. 4, 5, 6). Diese Veränderungen führen sie zum Stadium der indifferenten Geschlechtszelle, welches ganz dasselbe ist wie bei den männlichen Geschlechtselementen (Fig. 6). Bis zu diesem Stadium unterscheiden sich die beiden Elemente in ihrer Entwicklung überhaupt nicht.

[1]) Diese Spermatogonien II. Ordnung sind nicht die Spermatogonien II. Ordnung Ancels, der mit diesem Namen die Spermatocyten bezeichnet.

Gleich nach diesem Moment aber ist die Entwicklung der weiblichen Geschlechtselemente vollständig verschieden von der der männlichen. Die indifferente Geschlechtszelle, welche bestimmt ist ein Ei zu geben, löst sich nicht vom Keimepithel los, sondern bleibt in ihm, um weiter an Größe zuzunehmen. Ihr Kern wird immer größer und größer, teilt sich jedoch nicht, um ihn grenzt sich ein größerer Teil von Plasma ab und in dieser Weise geht die indifferente Geschlechtszelle direkt, ohne sich vorher zu teilen, nur durch Anwachsen, in eine Ovocyte über. Bei diesem Wachstum macht der Kern einige unwesentliche Veränderungen durch (Fig. 7, 8, 9), der große Nucleolus bildet sich in einen Doppelnucleolus um, so wie es ausführlich Ancel (1902) bei *Helix*, Lams (1910) bei *Arion* beschrieben haben. Schließlich erreicht die Ovocyte eine Größe von etwa 36 μ, mit Kern von 13 μ, in welchem ein großer Plastinnucleolus (Fig. 9) liegt. In solchem Zustand wandert die Ovocyte aus der Zwitterdrüse aus, um im Zwittergang oder Uterus die Reifeteilungen durchzumachen.

Wir sehen also, daß die Eizelle bei ihrer Entwicklung bis zum Moment der Reifeteilungen, in unserm Falle durch die ganze Zeit des Aufenthalts in der Zwitterdrüse, keine Teilungen durchmacht. In ihrer Entwicklung können wir keine Stadien unterscheiden, die wir Ovogonien nennen könnten. Von Anfang an ist die Eizelle immer in Wachstumsperiode.

Das Stadium der indifferenten Geschlechtszelle ist sehr wichtig, weil bis zu diesem Stadium die beiden Geschlechtszellen sich vollkommen gleich entwickeln. Erst nach diesem Stadium können wir unterscheiden, ob die Zelle männlich oder weiblich wird. »In diesem Punkt muß sich also, wie Goldschmidt (1910, S. 36) sagt, die indifferente Geschlechtszelle entscheiden, ob sie nach männlicher oder weiblicher Richtung weitergehen will«.

Ob aber eine indifferente Geschlechtszelle sich in männlicher oder weiblicher Richtung weiter entwickeln wird, das können wir schon sehr früh sagen, nämlich nach der Lage dieser Zelle näher oder weiter von einer Nährzelle.

Wenn wir auf einem Präparat der Zwitterdrüse sorgfältig die gut bemerkbaren Ovocyten besichtigen, so finden wir neben den Ovocyten, selbst neben den jüngsten, immer eine oder mehrere Nährzellen. Diese Abhängigkeit zwischen Ei- und Nährzellen ist sehr charakteristisch und wir können eine Nährzelle ohne eine nebenstehende Eizelle finden, aber nie eine Eizelle ohne eine dicht danebenstehende Nährzelle.

Die Nährzelle ist auch eine umgebildete Keimepithelzelle, welche ähnlich wie die Eizelle sich nicht teilt, sondern immer wächst. Ihr Plasma-

leib ist nicht scharf abgetrennt. Wenn die Zelle im Keimepithel liegt, können wir nicht ihre Grenze erkennen (Taf. XXX, Fig. 5, 6, 7). Nur wenn sie ins Lumen der Drüse gefallen ist, können wir gut einen Saum von Plasma um den Kern unterscheiden. Sehr charakteristisch ist der bis 15 μ große Kern der Nährzelle. Sein in Brocken verteiltes Chromatin deutet auf eine starke Tätigkeit. Die Nährzelle nimmt aus den Wänden der Drüse Nahrungsmaterial, bildet dasselbe um, um es der Geschlechtszelle zu übergeben. Diese ihre Funktion ist ausführlich von Prowazek (1902), Ancel (1902), Lams (1910) u. a. besprochen. Mit ihrer Entstehung direkt aus einer Keimzelle hat sich de Bruyne (1902) bei verschiedenen Gastropoden eingehend beschäftigt.

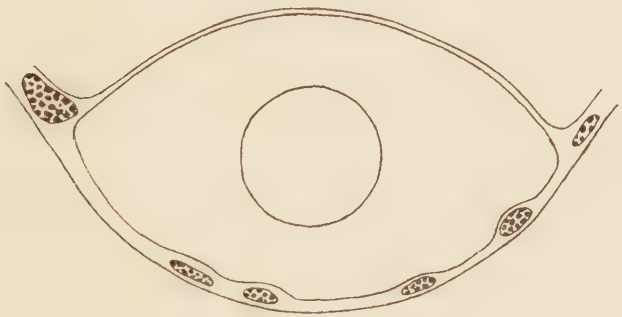
Die Abhängigkeit der Eizelle von der Nährzelle ist sehr charakteristisch. Wie wir schon gesagt haben, ist die Eizelle immer von einer Nährzelle begleitet. Ähnliche Abhängigkeit ist auch in der Geschlechtsdrüse andrer Tiere beobachtet, besonders auffallend ist sie beim hermaphroditischen Wurm *Ophryotrocha puerilis* (Korschelt, Braem, 1894). Hier lösen sich aber die beiden Zellen schon früh vom Keimepithel ab, und beide zusammen flottieren in der Leibeshöhle.

Auf Grund dieser Abhängigkeit zwischen Ei- und Nährzelle können wir sagen, daß die günstigen oder ungünstigen Ernährungsbedingungen der sich entwickelnden Keimzelle die Ursachen sind, die sie zwingen, nach männlicher oder weiblicher Richtung sich zu entwickeln. Wenn die indifferente Keimzelle bei ihrer Umwandlung in die Geschlechtszelle, in dem Stadium, das wir indifferente Geschlechtszelle genannt haben, mit viel Nahrungsmaterial versehen ist, d. h. wenn neben ihr eine Nährzelle liegt, so löst sie sich nicht von ihrer Stelle los, sondern nimmt stark an Größe zu und geht, ohne sich zu teilen, in eine Eizelle über. Wenn dagegen die indifferente Geschlechtszelle in ungünstiger Lage zum Nahrungsmaterial sich befindet, wenn also neben ihr keine Nährzelle liegt, so löst sie sich vom Keimepithel ab, fällt mit sehr wenig Plasma versehen ins Lumen der Drüse, wo sie sich weiter teilt und mehrere Spermatogonien erzeugt.

Die Abhängigkeit zwischen Nährzellen und Eizellen wird noch stärker ausgeprägt durch Bildung der Follikelwand. Die Follikelwand ist eine plasmatische Membran, welche die Ovocyte umschließt und auf der Wand der Drüse befestigt (Taf. XXIX, *Fw*, Taf. XXX, Fig. 8, 9). Sie dient dazu, der Eizelle die Nahrung, welche die Nährzelle liefert, zu übermitteln. Sie hat dieselbe Struktur wie das Keimepithel und besitzt auch Kerne, die sich gar nicht von den Kernen des Keimepithels unterscheiden lassen.

Nach Rouzaud (1885), Platner (1886a), Obst (1899), Prowazek (1901) dienen die Follikelzellen der Eizelle als Nahrung und werden auch von der letzteren verzehrt. Sie haben auch diese Zellen innerhalb der Ovocyte gefunden. Die Angaben dieser Autoren sind aber nicht richtig. Ancel (1902) und Lams (1910) haben schon gezeigt, daß nie eine Follikelzelle im Innern der Ovocyte zu finden ist. Der Fehler der oben genannten Autoren beruht auf dem Umstand, daß sie ihre Beobachtungen an degenerierenden Ovocyten gemacht haben. Bei dieser Degeneration verliert die Ovocyte ihre rundliche Form und scharfe Kontur und scheint die Follikelkerne zu umschließen. Dabei entstehen bei einer degenerierenden Ovocyte stark mit Eisen-Hämatoxylin färbbare Einschlüsse,

Textfig. 2.



welche aussehen wie ins Plasma der Ovocyte hineingezogene Follikelkerne. Zu denselben Forgerungen ist auch Mirabella (1903) bei *Helix aspersa* gekommen.

Um die richtige Beschaffenheit der Follikelwand und ihre Bedeutung zu erkennen, müssen wir ihre Ausbildung verfolgen.

Schon sehr früh nach dem Stadium der indifferenten Geschlechtszelle sendet die nebenliegende Nährzelle ihren Plasmaleib über die Ovocyte und grenzt sie vom Lumen der Drüse ab. In solchem Zustand besteht die Follikelwand nur aus der Nährzelle und ihrem Plasmaleib, wie es auf Taf. XXX, Fig. 9, abgebildet ist. Diese plasmatische Follikelwand ermöglicht der Nährzelle, das Nahrungsmaterial von allen Seiten der Eizelle zu übergeben.

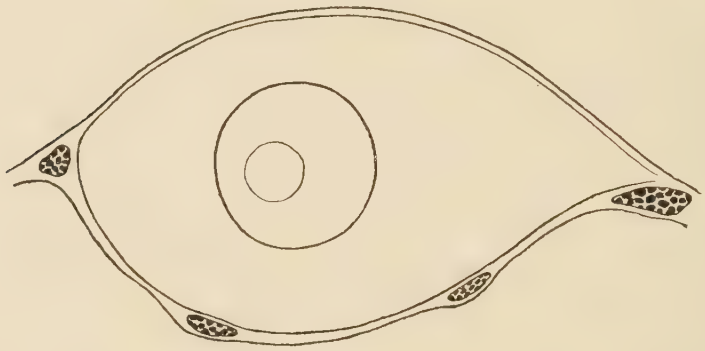
Nach Ausbildung der Follikelmembran wächst die Ovocyte stark an und bei diesem Wachstum verbreitert sie sich in einer Richtung, welche gewöhnlich der Nährzelle entgegengesetzt ist. Eine solche in Ausdehnung

sich befindende Eizelle ist fast immer auf einer Seite keilförmig zugespitzt (Fig. 8, 9). Mit diesem keilförmigen Ende schiebt sich die Zelle vorwärts, entweder unter dem Keimepithel oder oberhalb desselben.

Wenn die Ovocyte sich über das Keimepithel verbreitet, dann bleibt die Follikelwand ohne Kerne, nur mit dem Kern der Nährzelle, der gewöhnlich neben der Ovocyte liegt. In diesem Falle bleibt die Follikelwand dieselbe wie im Anfang nur aus der Nährzelle gebildete strukturlose Hülle. Das Keimepithel bleibt dabei unter der Ovocyte liegen (Textfig. 2).

Wenn die Ovocyte bei ihrem Wachstum sich unter das Keimepithel hineinzieht, dann kommt dieses über die Ovocyte zu liegen und bildet nun zusammen mit der Nährzelle die Follikelwand. In diesem Falle besitzt die Follikelwand Kerne, welche aber nicht aus dem Kern der

Textfig. 3.



Nährzelle gebildet sind, sondern die Kerne des Keimepithels darstellen. Unter der Ovocyte findet man dann kein Keimepithel, die Ovocyte ist direkt auf der Pleura der Drüse befestigt (Textfig. 3).

Es sind auch andre Modifikationen möglich. Die Ovocyte kann sich auch unter eine Nährzelle hineinziehen, dann kommt dieselbe auf die Eizelle zu liegen und nicht neben sie, wie es gewöhnlich der Fall ist. Oder die Ovocyte kann sich anfangs unter dem Keimepithel und dann oberhalb desselben verbreiten. Oder zwei Nährzellen können die Follikelwand bilden u. a.

Die Keimepithelzellen, welche sich an der Follikelwandbildung beteiligt haben, bilden sich dann später gewöhnlich in Nährzellen um.

Eine andre Besonderheit, welche bei der Entwicklung der Eizelle auffällt, ist der Umstand, daß diese Zelle bis zu den Reifeteilungen sich überhaupt nicht teilt.

In dem Umstand, daß sich die Eizelle nicht teilt, müssen wir eine besondere Ersparung der Tätigkeit der Zwitterdrüse bemerken. Die Teilung der Ovogonien hat im allgemeinen den Zweck, die Menge der Eier zu vergrößern, was im Zusammenhang mit der Erhaltung der Art steht. Bei *Helix* ist aber die Arterhaltung durch viele andre Einrichtungen garantiert, z. B. die Schale der Eier, die direkte Entwicklung, die feste Schale der Schnecke u. a. Darum legen auch die *Helix*-Arten eine kleine Zahl von Eiern ab, z. B. *Helix arbustorum* nicht mehr als 80 Eier. Diese Eier besitzen eine derbe Schale, die oft stark mit Kalziumkarbonat imprägniert ist und welche die Eier vor Austrocknung schützt. Diese Einrichtung wird noch verbessert durch den Umstand, daß die Eier in tief in der Erde ausgegrabene Nester abgelegt und dann sorgfältig bedeckt werden. Diese Einrichtungen geben die Möglichkeit, daß der größte Teil der Eier zur Entwicklung kommt. Die Entwicklung der Eier ist direkt, die junge Schnecke verläßt das Ei schon vollentwickelt, mit einer Schale versehen, welche sie auch vor äußeren Schädlichkeiten schützt. Alle diese Schutzvorrichtungen der Eier und der jungen Schnecken garantieren die Erhaltung der Art und darum ist auch eine große Menge von Eiern nicht nötig.

Weil andrerseits die Entwicklung direkt ist und die jungen Schnecken die Eier vollentwickelt verlassen, müssen diese Eier auch mit viel Nahrungsmaterial versehen sein, welches diese direkte Entwicklung garantieren kann. Um das zu verwirklichen, müssen die Eier sehr groß sein, was eben bei *Helix* der Fall ist, und sie müssen an einer Stelle liegen, an der sie reichlich ernährt werden können, nämlich neben einer Nährzelle. Eine große Zahl von solchen Eiern kann sich aber nicht in der Zwitterdrüse entwickeln. Daher muß ihre Zahl reduziert werden, was durch vollständigen Mangel der Ovogonienteilung geschieht. Wir werden später sehen, daß auch diese Reduktion nicht genügt und daß viele Ovocyten degenerieren, um Platz nur für einige wenige zu geben, welche dann stark auswachsen und schließlich abgelegt werden.

Im Gegensatz hierzu ist die Zahl der Spermien eine ungeheure. Das ist durch den Umstand bedingt, daß alle *Helix*-Arten nur kurze Zeit leben, so *Helix arbustorum* nur $1^1/_2$ Jahr, und in dieser Zeit nur einmal geschlechtsreif und fähig sind Eier abzulegen. Wegen dieses Umstandes muß die Schnecke in der kurzen Geschlechtsreifeperiode fähig sein, mehrere Male nacheinander die Kopulation zustande zu bringen und in dieser Weise möglichst viele Individuen zu befruchten. Um dies fertig zu bringen, muß die Schnecke eine große Menge von Spermien besitzen, welche durch besondere Einrichtungen in Portionen entleert werden können. Die un-

geheure Menge der Spermien wird erreicht durch die mehrmalige Teilung der Spermatogonien und durch Bildung reifer Spermien fast durch das ganze Leben der Schnecke. Der zweite Umstand wird verwirklicht durch Bildung mehrerer Spermatophoren, welche in kurzer Zeit nacheinander gebildet werden können und portionsweise das Sperma entleeren.

Diese Frage wollen wir später noch weiter erörtern.

Eine indifferente Zelle also, welche sich in weiblicher Richtung weiterentwickelt, macht außer den Reifeteilungen keine andre Teilungen durch und infolgedessen ergibt sie als Resultat nur ein Ei. Im Gegensatz hierzu erfährt eine indifferente Keimzelle, welche sich in männlicher Richtung entwickelt, mehrmalige Teilungen, zuerst die Teilungen als Spermatogonie, dann die Reifeteilungen und als Resultat entstehen mehrere Spermien.

VI. Die Geschlechtsmetamorphose.

Wir haben verfolgt, wie die Zwitterdrüse entsteht, wie sich das Keimepithel ausbildet und wie aus ihm die Geschlechtselemente entstehen. Jetzt sollten wir die Geschlechtselemente weiter in ihrer Entwicklung verfolgen, nämlich die Spermatogenese und die Ovogenese. Über Ovogenese und Spermatogenese bei Pulmonaten ist schon sehr viel gearbeitet worden, wie wir es schon beim Überblick der Literatur gesehen haben. Ich möchte nur die Arbeiten von Bolles Lee (1897—1904) und Soos (1910) über die Spermatogenese und die von Angel (1902) und Lams (1910) über die Ovogenese erwähnen.

Uns interessiert mehr eine andere Frage, nämlich die Geschlechtsmetamorphose, d. h. in welchem Zustande sich die Zwitterdrüse befindet in verschiedenen Momenten ihrer Entwicklung.

Wenn wir die Zwitterdrüse einer sehr jungen Schnecke einige Tage nach dem Ausschlüpfen betrachten, so finden wir sie nur aus einigen Acini gebildet, welche fast hohl sind oder nur wenige Spermatogonien besitzen, die eben aus dem Keimepithel herausgefallen sind. Ihrer Struktur nach sind es Spermatogonien I. Ordnung. Im Keimepithel können wir unterscheiden viele Keimkerne in Umwandlung in indifferente Geschlechtszellen begriffen und einige, die schon dieses Stadium überschritten haben und die ersten Merkmale der jungen Ovocyte zeigen.

In einer ein wenig älteren Drüse, von einer ungefähr 3 Wochen alten Schnecke, finden wir im Lumen der schon in größerer Zahl vorhandenen Acini eine Menge von Spermatogonien, welche hauptsächlich die von uns beschriebenen Spermatogonien II. Ordnung darstellen und welche durch Teilung aus den Spermatogonien I. Ordnung entstanden sind.

Auf den Wänden der Acini finden wir dann schon große Ovocyten, aber auch einige in sehr jungem Zustand.

In einer noch älteren Drüse, von einer $1^1/_2$—2 Monate alten Schnecke, finden wir die Acini überfüllt mit Spermatogonien I. und II. Ordnung und Spermatocyten, einige schon in Reifeteilungen. Noch später finden wir schon reife Spermien und gemeinsam mit diesen auch alle jüngeren Stadien. Dieser Zustand der Zwitterdrüse, der auf Taf. I abgebildet ist, bleibt dann immer derselbe bis zur Begattung. Bis zu dieser Zeit kann man immer die Bildung neuer Spermatogonien und Eizellen beobachten.

Die fortwährende Bildung neuer Spermatogonien und Eizellen fast das ganze Leben der Schnecke hindurch hat die fortwährende Vergrößerung der Menge der fertigen Spermien und Eier zur Folge. In Wirklichkeit ist es aber so nur für die männlichen Geschlechtselemente und nicht für die weiblichen.

Wir haben schon gesagt, daß die Schnecke nicht mehr als 80 Eier ablegt und auch in einer schon reifen Zwitterdrüse finden wir nur eine geringe Zahl von Ovocyten. Diese geringe Zahl der Ovocyten ist eine Folge des Mangels des Ovogonienstadiums. Aber auch nicht alle aus dem Keimepithel entstandenen Ovocyten gelangen zur Reife. Ein großer Teil von ihnen degeneriert noch in der Wachstumsperiode. Diese Degeneration vernichtet ständig die älteren Ovocyten, um Platz für die jüngeren zu schaffen.

Bei dieser Degeneration entstehen zuerst im Plasma stark mit Eisenhämatoxylin färbbare Klumpen, Fädchen oder sternartige Gebilde, die Ovocyte verliert ihre ovale Form, wird unregelmäßig und löst sich schließlich von der Wand ab, fällt ins Lumen der Drüse, wo die Degeneration weiter geht.

Viele von den Autoren, welche sich mit der Ovogenese der Pulmonaten beschäftigten, beschreiben sehr oft im Plasma der Ovocyte verschiedenartige, mit Eisenhämatoxylin sich färbende Gebilde, welche sie als Mitochondrien, Pseudochromosomen, Ergastoplasma bezeichnen. Ihre Zeichnungen aber zeigen oft, daß alle diese Gebilde nicht nach einer normalen Ovocyte, sondern nach einer in Degeneration befindlichen beschrieben sind und infolgedessen keine mitochondrialen, sondern degenerative Gebilde darstellen. (Z. B. Henschen 1903, Fig. 3, 4, 6, 7 für *H. pomatia*; Fig. 10 für *L. stagnalis*.)

Die normale ausgewachsene Ovocyte besitzt immer eine gut abgerundete Form, ihr Plasma ist feinkörnig mit ganz feinen mit Eisen-

hämatoxylin schwarz sich färbenden Körnchen, besitzt aber nie andre Gebilde, welche diese gleichartige Struktur stören könnten.

Die Degeneration einer gewissen Zahl der Eizellen ist eine normale Erscheinung, und man kann sie fast auf jedem Präparat verfolgen. Die gelben Körnchen, als Rest der Degeneration, werden von den männlichen Geschlechtselementen, welche im Lumen der Drüse sich entwickeln, als Nahrung benutzt.

Eine solche Degeneration ist nicht nur bei *Helix*, sondern auch bei andern Gastropoden sehr oft beschrieben. Wir haben schon gesagt, daß sie in Zusammenhang mit der geringeren Zahl der Eier steht, welche ihrerseits verschiedene Einrichtungen besitzen, um die Entwicklung der Schnecke zu garantieren. Diese Abhängigkeit ist besonders stark ausgeprägt bei den lebendiggebärenden Arten wie *Paludina vivipara*, wo die Eier und auch die jungen Schnecken bis zu ihrer vollen Entwicklung vollständig im Körper der Mutter geschützt sind. Von dieser Art sagt Popoff (1907), daß »eine außerordentlich große Zahl von den in Entwicklung begriffenen Eiern degeneriert und nur eine sehr geringe Zahl zur Reifung gelangt«. Das aus der Degeneration entstandene Material dient auch hier wie bei *Helix* als Nahrung der wenigen gebliebenen Geschlechtszellen.

Für die männlichen Geschlechtszellen in der Zwitterdrüse von *Helix* kommt eine solche Degeneration nicht vor. Alle Spermatogonien erreichen bei ihrer Entwicklung das Endresultat, die reifen Spermien. Weil in der Zwitterdrüse sich immer neue und neue Spermatogonien bilden, wird auch die Menge der Spermien immer größer. Schon in einer 3 Monate alten Schnecke können wir reife Spermien finden und dann später sehen wir immer solche Spermien in der Zwitterdrüse. Die ausgebildeten Spermien gleiten, nachdem sie das Lumen der Drüse ausgefüllt haben, in den Zwittergang, wo sie sich das ganze Jahr hindurch sammeln. Während der Begattung gelangen diese Spermien in die Penistasche, wo sie nacheinander mehrere Spermatophoren bilden.

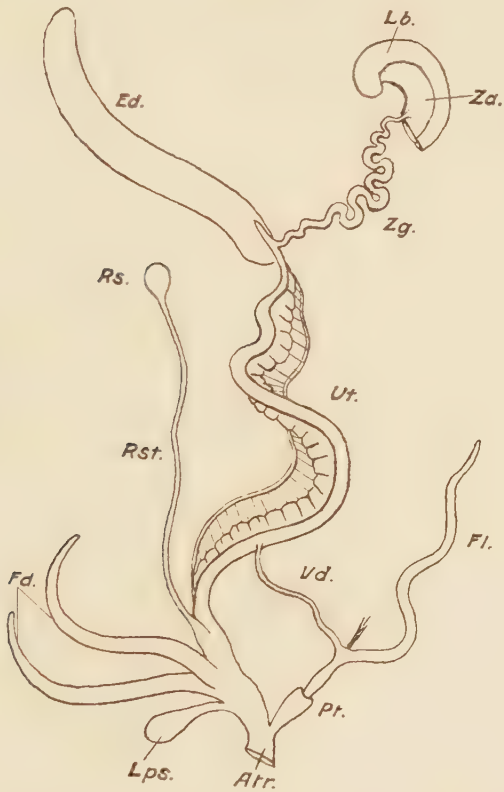
VII. Wie die Geschlechtselemente nach außen gelangen.

Bevor wir diese Frage erörtern, müssen wir kurz an den Bau des gesamten Geschlechtsapparats erinnern, um die weiteren Erscheinungen bei der Befruchtung leichter zu erklären. Zur Erleichterung geben wir eine Abbildung dieses Apparats (Textfig. 4).

Der Geschlechtsapparat besteht aus einer Zwitterdrüse (*Zd*), die in der Leber eingebettet ist, einem Zwittergang (*Zg*), einem Uterus (*Ut*),

von dessen Ende sich das Vas deferens (*Vd*) abzweigt und einem Flagellum (*Fl*), welches zusammen mit dem Vas deferens in die Penistasche (*Pt*) mündet. Ferner gehört zum Geschlechtsapparat eine Eiweißdrüse (*Ed*), ein Receptaculum seminis (*Rs*), welches die Spermien bei der Begattung aufnimmt, ein Receptaculumstiel (*Rst*) und ein Liebespfeilsack (*Lps*)

Textfig. 4.



mit seinen fingerförmigen Drüsen (*Fd*), deren Funktion bis jetzt nicht bekannt ist. Penis, Liebespfeilsack, Uterus und Receptaculumstiel münden alle in ein Atrium (*Atr*).

Der Geschlechtsapparat funktioniert nun so: Die Spermien sammeln sich im Zwittergang. Von dort gleiten sie, während der Begattung, durch den Uterus und das Vas deferens in die Penistasche. Die Spermien werden hier von einer gallertartigen Substanz, die sich im Flagellum bildet, umhüllt und so entsteht die Spermatophore, deren Form einen Abguß

des oberen Teiles der Penistasche darstellt. Die Spermatophore wird mittels des Penis bei der Begattung in das Receptaculum einer andern Schnecke überführt. Hier löst sich die Hülle der Spermatophore auf. Die Spermien werden frei und wandern zum Uterus zurück. Im obersten Teil des Uterus findet die Befruchtung der Eier statt.

Die Eier machen ihre Reifeteilungen noch im Zwittergang oder im Anfang des Uterus durch, bei *Arion empiricorum* noch in der Zwitterdrüse selbst. Die reifen Eier müssen im Anfang denselben Weg passieren wie die Spermien, um nach außen zu gelangen. Man könnte also annehmen, daß eine Selbstbefruchtung möglich ist. Doch findet eine solche direkte Selbstbefruchtung nicht statt und eine Begattung von zwei Individuen ist fast immer nötig. Man könnte ferner die Annahme machen, daß die aus einer und derselben Zwitterdrüse stammenden Eier und Spermien sich abstoßen und indifferent gegeneinander sind, wie es auch bei andern zwitterigen Tieren nachgewiesen ist, z. B. bei Tunicaten von Morgan (1905). Es gibt aber Beobachtungen, welche zeigen, daß auch bei Pulmonaten eine Selbstbefruchtung möglich ist. So hat Ziegeler (1908) beobachtet, wie eine isolierte *Limnaea stagnalis* Eier abgelegt hat, von welchen später junge Schnecken ausschlüpften. Eine von diesen isoliert hat ebenso Eier abgelegt. Es gibt in der Literatur zahlreiche solche Mitteilungen, auch über andre Arten, z. B. *Planorbis* (Chadwick, 1903). Sie zeigen, daß wirklich eine Selbstbefruchtung bei den genannten Gattungen möglich ist, und daß die in demselben Tier entstandenen Spermien und Eier gegeneinander nicht indifferent sind. Wir müssen aber gleich bemerken, daß alle diese Angaben sich auf die Basommatophoren Pulmonaten erstrecken, also auf solche, wo die beiden Geschlechtsöffnungen nicht gemeinsam wie bei Stylommatophoren *Helix* und *Arion*, sondern getrennt nach außen münden. Der letzte Umstand erlaubt eine Selbstbegattung und wirklich ist eine solche bei Basommatophoren Pulmonaten beobachtet. K. v. Baer beobachtete (Simroth, 1900) »wie eine *Limnaea* den Penis in die eigne Vulva einführte«, also eine Selbstbegattung. Solche Selbstbegattung ist bei Stylommatophoren Pulmonaten nie beobachtet und auch die Beschaffenheit des Penis und die Mündung desselben vor dem Uterus erlaubt sie nicht.

Um die Erscheinungen der Befruchtung und hauptsächlich die Unmöglichkeit einer direkten Selbstbefruchtung zu erklären, habe ich besondere Aufmerksamkeit auf die Zwitterdrüse und den gesamten Geschlechtsapparat während und nach der Begattung bis zur Eiablage gerichtet.

Wir haben schon gesehen, daß gleich vor der Begattung der Zwitter-

gang dicht mit Spermien erfüllt ist. In dieser Zeit sind auch die andern Teile des Geschlechtsapparats aufgeschwollen und hauptsächlich die Penistasche und das Flagellum. In solchem Zustande befindet sich eine Schnecke, welche einen Partner zur Begattung sucht. Ist ein solcher gefunden, beginnt das sogenannte Liebesspiel, das ausführlich von Meisenheimer (1907) beschrieben worden ist. Während des Liebesspiels gelangen die Spermien aus dem Zwittergang in die Penistasche, wo sich die Spermatophoren bilden. Bei der Begattung wird die Spermatophore mittels des Penis in das Receptaculum seminis des Partners übergeführt.

Eine Schnecke kann mehrere Spermatophoren ausbilden und auch mehrere Male nacheinander in Begattung treten. Eine neue Spermatophore kann in einigen Stunden gebildet werden. Ich habe z. B. beobachtet, wie eine *Helix arbustorum*, die zusammen mit 40 andern Exemplaren gezüchtet war, am 20. Mai 1911, zweimal die Begattung ausgeführt hat, am 21. Mai noch einmal und am 22. Mai von neuem mit einem von den ersten Exemplaren. Auch andre Forscher haben sehr oft mehrmalige Begattung bei *Helix pomatia* beobachtet. Meisenheimer (1907) hat auch mehrere Spermatophoren im Receptaculum seminis gefunden, was auch zeigt, daß die Begattung mehrere Male erfolgt. Wir haben schon erklärt, daß die Fähigkeit der wenig beweglichen Schnecke, möglichst viele Individuen in kurzer Zeit zu befruchten, in Zusammenhang mit der Erhaltung der Art steht.

Nach der letzten Begattung ruht die Schnecke einige Tage aus (10—15), um dann das Nest für ihre Eier zu graben. Während dieser Zeit und auch schon gleich während der Begattung erfolgen in der Zwitterdrüse sehr wichtige und eigenartige Veränderungen, welche eine klare Vorstellung davon geben, warum die aus derselben Zwitterdrüse stammenden Spermien und Eier sich nicht miteinander vereinigen. Wenn man die Präparate, welche von der Zwitterdrüse nach dem Liebesspiel bis zum Eiablegen gewonnen waren, beobachtet, so bemerkt man leicht starke degenerative Veränderungen in dieser Drüse. Schon während des Liebesspiels beginnt das Keimepithel der Drüse zu degenerieren. Das Plasma dieses Epithels beginnt allmählich zu zerfallen, dann zerfallen auch die Kerne und während des Eiablegens ist das Keimepithel vollständig zerstört. Man findet in solchem Zustande, der auf Fig. 10, Taf. XXX, abgebildet ist, kein Keimepithel mehr, es zerfällt vollständig in kleine gelbe Körnchen, welche sich mit Osmiumsäure schwarz färben und wahrscheinlich Fetttröpfchen sind.

Diese Degeneration hat wichtige Veränderungen zur Folge. Gleich nach dem Auftreten der Degeneration hört die Bildung neuer Geschlechtselemente auf, weil es kein Epithel mehr gibt, von dem sie sich bilden könnten.

Nach der Zerstörung des Keimepithels ergreift die Degeneration auch die noch in der Zwitterdrüse sich befindenden Spermatogonien und Spermatocyten. Die Spermien, welche sich in diesem Moment noch in der Drüse befinden, gelangen noch durch den Zwittergang in die Penistasche, wo sie eine neue Spermatophore bilden können. Neue Spermatogonien entwickeln sich aber nicht mehr.

In dieser Weise wird die Zwitterdrüse, der Zwittergang und der Uterus von den männlichen Geschlechtselementen befreit und wenn sich noch einige dort befinden, sind sie immer in Degeneration begriffen.

Gleichzeitig aber mit der vollständigen Zerstörung des Keimepithels wird auch die Follikelwand, welche die Eier umschließt, und welche dieselbe Beschaffenheit wie das Keimepithel hat, zerstört, so daß die Eier frei ins Lumen der Zwitterdrüse zu liegen kommen, ohne aber von der Degeneration angegriffen zu werden. Mit viel Nährmaterial versorgt, welches von der Degeneration des Keimepithels und der männlichen Geschlechtszellen entsteht, nehmen die Ovocyten stark an Größe zu und durch den Zwittergang, der schon frei von Spermien ist, gelangen sie in den Uterus. Auf ihrem Wege machen sie die Reifeteilungen durch.

Die Befreiung der ausgewachsenen Ovocyten von ihrer Follikelhülle ist von großer Bedeutung für solche Arten, wo die Reifeteilungen in der Zwitterdrüse selbst stattfinden, z. B. bei *Arion empiricorum*. In diesem Falle ist die Follikelwand die einzige Scheidewand zwischen den reifen Spermien und reifen Eiern. Wenn diese Wand nicht existierte, könnte eine Vereinigung der Spermien mit den aus derselben Zwitterdrüse stammenden Eiern ganz gut möglich scheinen. Eine solche Vereinigung findet aber nicht statt, weil erst nach der Vernichtung der männlichen Geschlechtselemente durch die Degeneration auch die Eier von der Follikelwand befreit werden.

Man kann auf einer Serie von Präparaten, die von einer Zwitterdrüse in der Zeit zwischen Begattung und Eiablage gewonnen sind, Schritt für Schritt die Degeneration verfolgen und auch alle Erscheinungen, welche diese Degeneration begleiten, bis zur vollen Zerstörung des Keimepithels und zum Freiwerden der Eier.

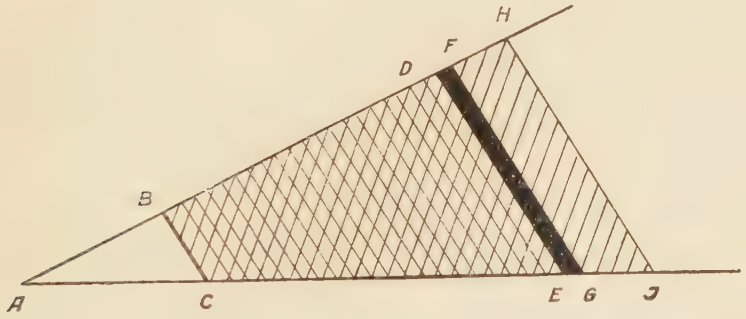
Gleichzeitig mit dem Vernichten der männlichen Geschlechtselemente in der Zwitterdrüse, gleiten die im Zwittergang angesammelten Spermien in das Vas deferens und die Penistasche, so daß auch der Uterus und der Zwittergang frei von Spermien bleiben. In dieser Zeit ist auch die Begattung vollendet und das Receptaculum seminis enthält schon eine oder mehrere Spermatophoren. Sie lösen sich auf, und die Spermien legen den freien Weg zu der Zwitterdrüse zurück. Auf ihrem Wege begegnen

die Spermien den reifen Eiern und befruchten sie. Diese Befruchtung erfolgt bei *Helix arbustorum* im obersten Teil des Uterus, bei *Arion empiricorum* auch in der Zwitterdrüse selbst.

Wenn man für die Stylommatophoren Pulmonaten annimmt, daß eine Selbstbegattung möglich ist, wie es bei Basommatophoren der Fall ist, d. h. wenn man annimmt, daß die Schnecke mittels des Penis die Spermatophore in ihr eigenes Receptaculum seminis überführen kann, dann ist bei demselben Verlauf der Degenerationserscheinungen eine Selbstbefruchtung ganz gut möglich. Bei den Stylommatophoren *Helix* und *Arion* kann eine Selbstbegattung nicht stattfinden, darum ist auch eine Selbstbefruchtung nicht möglich; bei den Basommatophoren aber erlaubt die getrennte Mündung der Geschlechtsöffnungen eine Selbstbegattung und darum ist eine Selbstbefruchtung möglich.

Die Degeneration der männlichen Geschlechtselemente ist auch von andern Forschern gesehen worden und namentlich von solchen, welche

Textfig. 5.



sich mit der Ovogenese beschäftigten; niemand konnte ihr aber eine besondere Wichtigkeit zuschreiben. Nur Pere (1889) hat die Vermutung ausgesprochen, daß diese Degeneration in Zusammenhang mit dem Austreten der Eier aus der Zwitterdrüse steht.

Man sieht aus diesen Untersuchungen, daß *Helix arbustorum* nicht so einfach protandrisch ist wie es bei vielen anderen Tieren (*Ophryotrocha*, *Tyrrhena*, *Hesione*, *Myzostoma*) der Fall ist, wo sich wirklich zuerst die männlichen und dann die weiblichen Geschlechtselemente entwickeln und wo die Geschlechtsdrüse wirklich zuerst als männliches Keimorgan und dann als weibliches funktioniert. In unserem Falle entstehen und entwickeln sich die beiden Geschlechtselemente gleichzeitig und nur zum

Schluß ist es die Degeneration, welche die männlichen Geschlechtselemente vernichtet und dadurch eine direkte Selbstbefruchtung unmöglich macht.

Schematisch können wir die Veränderungen der Zwitterdrüse von *Helix arbustorum* folgendermaßen darstellen (Textfig. 5): Das Dreieck *AHJ* stellt die Entwicklung dieser Drüse durch das ganze Bestehen ihrer Funktion dar. Die Zone *ABC* ist der indifferente Zustand bis zur Ausbildung des Keimepithels. *CBDE* die Zone der Differenzierung der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen. *EDFG* die Degeneration der männlichen Geschlechtszellen. *GFHJ* die Zone des alleinigen Überbleibens der weiblichen Geschlechtszellen.

Bei solchen Arten, welche mehrere Jahre leben und welche jedes Jahr einmal Eier zu legen fähig sind, wird das Keimepithel wahrscheinlich jedes Jahr wieder regeneriert.

München, den 1. Juli 1911.

Literaturverzeichnis.

Ancel, P. 1902. Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia. Arch. Biol. Tom. XIX.

—— 1903. Sur le déterminisme cyto-sexuel des gamètes. Arch. Zool. Expér. Tom. I.

Babor, J. 1894. Über den Cyclus der Geschlechtsentwicklung der Stylomatophoren. Verh. d. Zool. Ges. 4. Vers.

—— 1898. Ein Beitrag zur Geschlechtsmetamorphose. Verh. K. K. zool. bot. Ges. Wien.

Bergmann, W. 1903. Über das spätere Schicksal der Zwitterdrüse von Hesione sicula. Zool. Anz. Bd. XXVI.

Bloomfield, V. 1881. The Development of the Spermatozoa. Quart. Journ. Micr. Science. N. S. Vol. XXI.

Bolles Lee, A. 1895. La régression du fuseau caryocinétique. La Cellule. Tom. XI.

—— 1896. Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des Helix. Ibid. Tom. XI.

—— 1897. Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia. Ibid. Tom. XIII.

—— 1902. Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique. Ibid. Tom. XX.

—— 1904. L'évolution du spermatozoïde de l'Helix pomatia. Ibid. Tom. XXI.

Braem, F. 1894. Zur Entwicklungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LVII.

Brock, W. 1886. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylomatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger andrer Organsysteme. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV.

Bruyne. 1903. Contribution à l'étude de la cellule polliculaire des Glandes génitales des Gastéropodes. Bull. Acad. Sc. Belg.

Byrnes. 1899. The maturation and fertilization of the egg of Limax agrestis. Journ. of Morph. Vol. XVI.

Chadwick, W. 1903. Self-Fecundation in Planorbis vortex. Journ. Conch. London. Vol. X.

Duval, M. 1878. Recherches sur la spermiogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes. Rev. Sc. Nat. de E. Dubreuil. Tom. VII.

Eisig, H. 1869. Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Geschlechtsorgane von Lymnaeus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX.

Fauré-Frémiet. 1910. Etude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. Arch. d'Anat. microsc. Tom. XI.

Garnault, P. 1888—89. Sur les phénomènes de la fécondation chez l'Helix aspersa et l'Arion empiricorum. Zool. Anz. Bd. XI und XII.

Godlewski, E. 1897. Über die Umwandlung der Spermatiden in Spermatozoen bei Helix pomatia. Bull. Acad. Cracovie.

Goldschmidt, R. 1910. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. Arch. Zellforsch. Bd. VI. Hft. 1.

Henschen, F. 1903. Zur Struktur der Eizelle gewisser Crustaceen und Gastropoden. Anat. Anz. Bd. XXIV.

Ihering, von. 1875. Über die Entwicklungsgeschichte von Helix. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XI.

Jourdain, M. 1880. Sur la conformation de l'appareil de génération de l'Helix aspersa dans le jeune âge. Rev. Sc. Nat. Montpellier. Tom. II.

Kleinert, M. 1909. Die Spermatogenese von Helix (Tachea) nemoralis und hortensis. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XLV.

Korff, K. v. 1899. Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. mikr. Anat. Bd. LIV.

Korschelt, E. 1894. Über Ophryotrocha puerilis und die polytrochen Larven eines anderen Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII.

Lams, H. 1910. Recherches sur l'œuf d'Arion empiricorum. Mémoires publiés par la classe des Sc. de l'Acad. de Belgique. Tom. II.

Legendre, R. 1908. A propos des mitochondries des cellules nerveuses d'Helix. C. R. Ass. Anat. 10. Réun. p. 86—91.

Linville, H. 1900. Maturation and Fertilization in Pulmonate Gasteropods. Bull. o the museum of comp. zool. at Harvard Col. Vol. XXXV.

Mark, E. f1881. Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bull. of the mus. of comp. zool. at Harvard Col. Vol. VI. Nr. 12.

Meisenheimer, J. 1907. Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von Helix pomatia. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. XXV.

Mirabella, R. 1903. Osservazioni sull' accrescimento degli oociti di Helix aspersa Monit. z. Ital. Anno 13.

Montgomery, Th. 1895. Stichostemma Eilhardi usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIX.

Morgan, T. 1905. Some further experiments on self-fertilization in Ciona. Biol. Bull. Woods Hall. Vol. VIII.

Murray, J. 1898. Contribution to a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata — Helix und Arion. Zool. Jahrb. Bd. XI.

Nusbaum, J. 1899. Die Entstehung des Spermatozoons aus der Spermatide bei Helix lutescens. Anat. Anz. Bd. XVI.

Obst, P. 1899. Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI.

Platner, G. 1885. Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. mikr. Anat. Bd. XXV.

—— 1886a. Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Ibid. Bd. XXVI.

—— 1886b. Über die Befruchtung bei Arion empiricorum. Ibid. Bd. XXVII.

—— 1889. Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Ibid. Bd. XXXIII.

Pérez, J. 1889. Sur la descente des ovules dans le canal de la glande hermaphrodite chez les Helices. C. R. Acad. Sc. Paris. Tom. CVIII.

Popoff, M. 1907. Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix. Arch. mikr. Anat. Bd. LXX.

Prenant, A. 1887. Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Gastéropodes pulmonés. La Cellule. Tom. IV.

Prowazek, S. 1901. Spermatologische Studien. 1. Spermatogenese der Weinbergschnecke. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XIII.

Rabl, C. 1875. Die Ontogenese der Süßwasser-Pulmonaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.

vom Rath, O. 1895. Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV.

Rouzaud, H. 1885. Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques Gastéropodes hermaphrodites. Travaux Lab. Zool. Montpellier.

Schapiro, J. 1902. Über Ursache und Zweck des Hermaphroditismus. Biol. Centr. Bd. XXII.

Schiemenz, P. 1888. Die Entwicklung der Genitalorgane bei den Gasteropoden. Biol. Centralbl. Bd. VII.

Schneider, C. 1908. Histologisches Praktikum. Jena 1908.

Simroth, H. 1887. Über die Genitalentwicklung der Pulmonaten usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV.

—— 1900. Über Selbstbefruchtung bei Lungenschnecken. Verh. D. Zool. Ges. Bd. X.

Soos, L. 1910. Spermiogenesis of Helix arbustorum. Annales Musei Nationalis Hungarici. Vol. VIII.

Tschassownikow, S. 1905. Über indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anat. Hefte. Nr. 29.

Washburn, C. 1894. Oökinesis in Limax maximus. The American Naturalist. Vol. XXVIII.

Wheehler, W. 1897. The sexual phases of Myzostoma. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII.

Ziegeler. 1908. Selbstbefruchtung bei Limnaea stagnalis. Wochenschr. f. Aquar. u. Terrar. Jahrg. V. S. 189.

Zimmermann, K. 1891. Über den Kernteilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verh. Anat. Ges.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIX.

Ende eines Acinus einer vollentwickelten Zwitterdrüse. Zeiss, Obj. D, Oc. 6. Nach drei aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert. Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain. Fixierung nach Zenker.

dNz = degenerierte Nährzelle;
Ei = Eizelle;
Fw = Follikelwand;
Kp = Keimepithel;
Kpk = Keimepithelkern;
Nz = Nährzelle;
Pl = Nährzelle;
Pl = Pleura;
Scb = Spermatocyten im Bukettstadium;
Sct = Spermatocyten in Tetradenbildung;
Sg = Spermatogonien;
Sp = Spermien;
St = Spermatiden.

Tafel XXX.

Sämtliche Figuren sind nach Präparaten gezeichnet, die mit Zenkerscher Flüssigkeit fixiert und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt waren. Fig. 1—7 mit Zeiss, Ölimm. 1/12, Komp. Oc. 8; Fig. 8 u. 9 — Obj. D, Oc. 6; Fig. 10 — Obj. C, Oc. 6.

Fig. 1, 4, 5, 6. Umbildung des indifferenten Keimkernes (*Kpk.*) im Kern der indifferenten Geschlechtszelle (*igz*).

Fig. 2. Die aus dem Keimepithel herausgefallene indifferente Geschlechtszelle, jetzt Spermatogonie I. Ordnung genannt.

Fig. 3. Spermatogonien II. Ordnung, entstanden aus der Teilung der Spermatogonie I. Ordnung.

Fig. 7, 8, 9. Weitere Umbildungen der Ovocyte. Bildung der Follikelwand (*Fw*). *Nz* = Nährzelle.

Fig. 10. Degeneration der männlichen Geschlechtselemente vor der Eiablage. Das Keimepithel ist vollständig zerstört.

Curriculum vitae.

Iwan Buresch wurde am 27. Dezember 1885 in Sofia geboren. Er besuchte das Gymnasium zu Sofia, wo er im Jahre 1904 die Universität bezog. Im Jahre 1910 begab er sich zur Vollendung seiner Studien an die Universität München. Hier beschäftigte er sich mit Zoologie, Botanik und Geologie bei den Professoren Geheimrat v. Hertwig, Geheimrat v. Goebel, Professor Goldschmidt und Professor Rothpletz.

Es ist die angenehme Pflicht des Unterzeichneten, seinen hochverehrten Lehrern, vor allem aber Herrn Geheimrat v. Hertwig für ihr liebenswürdiges Entgegenkommen und ihre bereitwillige Hilfe den herzlichsten Dank auszusprechen.

München, den 12. Juli 1911. Iwan Buresch.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.